ANATOMIE COMPARÉE ET SYSTÉMATIQUE DES PODOCARPUS MALGACHES (1re PARTIE)

J. MARGUERIER & PH. WOLTZ

MARGUERIER, J. & WOLTZ, PH. — 21.10.1977. Anatomie comparée et sytématique des Podocarpus malgaches (1re partie), *Adansonia*, ser. 2, 17 (2) : 155-192. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Les auteurs précisent pour la première fois la structure anatomique de quelques especes de *Podocarpus* malgaches appartenant à la section *Podocarpus*. Les techniques employées au cours de ce travail sont indiquées, la terminologie adoptée dans l'étude du bois secondaire est précisée car l'interprétation de certains critères taxonomiques est souvent confuse et divergente suivant les auteurs. L'étude des structures jeunes (cortex, cylindre central, parenchyme médullaire) est effectuée d'une manière détaillée ainsi que la description du bois secondaire lorsque le matériel disponible est plus abondant et correspond au bois stabilisé. Des précisions complémentaires sont apportées concernant la structure des *Podocarpus* et plus particulièrement des ponctuations de champ souvent l'objet de variations au sein d'une même espece.

Cette première étude s'intègre dans l'ensemble des travaux de Ph. WOLTZ concernant la taxonomie des *Podocarpus* malgaches.

ABSTRACT : The anatomical structure of several *Podocarpus* species from Madagascar related to the section *Podocarpus*, is described for the first time. Techniques implemented during this study work are detailed and the selected terminology used in the secondary xylem study is specified, as the interpretation of a number of taxonomic criteria is often unclear and even differs from authors to authors. The study of young stems (cortex, central volute, pith) is well detailed, as well as the secondary xylem description, where the available material is more abundant an does represent mature wood. Extra precisions are given concerning the structure and particulary so on cross-field pits which often lead to variations within a same given species.

The first study is included in a series of papers by Ph. WOLTZ concerning the taxonomy of *Podocarpus* from Madagascar.

Janine Marguerier, Laboratoire de Paléobotanique, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.
Philippe Woltz, Laboratoire de Morphogenèse végétale, Université d'Aix-Marseille III, Centre St-Charles, Place Victor-Hugo, 13331 Marseille, Cedex 3, France.

INTRODUCTION

Seule la famille des *Podocarpaceæ* représente les Conifèrophytes endémiques dans la grande île australe. Les autres « résineux » ont été introduits dès 1916. Jusqu'en 1970, on ne connaissait à Madagascar

Nous exprimons nos remerciements à M. J.-F. LEROY Directeur du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, qui a permis l'accès aux collections, MM. NORMAND et MARIAUX (C.T.F.T.) qui ont mis à notre disposition du matériel, Mme JACQUET (C.T.F.T.) et Mlle GIRAUD (Laboratoire de Paléobotanique, Université Pierre et Marie Curie) pour leur aide précieuse dans la réalisation des préparations.

que 3 espèces de *Podocarpus*, accompagnées d'une seule variété, à savoir :

— *P. madagascariensis* Baker
— *P. madagascariensis* var. *rotunda* Laurent
— *P. rostrata* Laurent
— *P. gaussenii* Woltz

Simultanément, en 1971, De Laubenfels et Woltz ont publié 2 articles comportant la description de 2 espèces et d'une variété nouvelles :

— *P. humbertii* De Laubenfels = *P. recurvifolia* Humbert *in herb.*
— *P. capuronii* De Laubenfels = *P. betsiliensis* Humbert *in herb.*
— *P. madagascariensis* var. *procera* De Laubenfels (*arambilo*, nom vernaculaire malgache).

Plus récemment encore, Gaussen a distingué un *P. woltzii* (1974) et il semble probable qu'une nouvelle endémique de haute montagne s'impose à son tour : *P. perrieri*, Gaussen & Woltz (1975).

C'est dire que la systématique des *Podocarpus* malgaches est plus complexe qu'il ne paraissait il y a quelques années.

D'ailleurs ce n'est qu'avec l'apport d'échantillons nouveaux que se précisera ultérieurement cette classification. Nos données actuelles sont encore trop fragmentaires. Il faudrait notamment que les organes reproducteurs mâles et femelles soient complets à maturité pour les différents taxons envisagés, ce qui est loin d'être le cas. Quoiqu'il en soit, ce qui précède explique suffisamment pourquoi l'étude anatomique des bois, qui se révèle intéressante, n'avait encore pu être envisagée à ce jour.

Nous rappelons que la clef de détermination des espèces est, depuis les travaux de N. E. Gray, principalement basée sur l'anatomie comparée des feuilles. Pour essayer de clarifier cette systématique des *Podocarpus* malgaches, nous pouvons grouper les différents taxons par genres, sections, sous-sections, en utilisant la dernière classification de Gaussen :

— Genre *Afrocarpus*
Afrocarpus gaussenii 1

— Genre *Podocarpus*, section *Podocarpus*.
• Sous-section I :
Groupe 1. — *P. madagascariensis* 2
— *P. madagascariensis var. rotunda* 3
— *P. madagascariensis var. procera* 4
Groupe 2. — *P. humbertii* 5
• Sous-section II :
Groupe 1. — *P. capuronii* 6
Groupe 2. — *P. woltzii* 7
• Sous section III :
Groupe 1. — *P. rostrata* 8
Groupe 2. — *P. perrieri* 9

En ce qui concerne la répartition géographique, les données sont des plus sommaires par manque important d'échantillons d'herbier en rapport

avec la superficie considérable de l'île. Il faut donc se borner aux seules indications fragmentaires mentionnées dans l'article de D.J. De Laubenfels.

Néanmoins, un essai de localisation géographique des espèces, peut déjà donner quelques indications intéressantes. Il faut considérer cette carte de Madagascar (la superficie totale est supérieure à celle de la France, de la Belgique et de la Suisse réunies) comme un document provisoire, donnant une image simplifiée de la répartition actuelle des espèces et variétés de *Podocarpus*, rencontrées dans l'île (fig. 1).

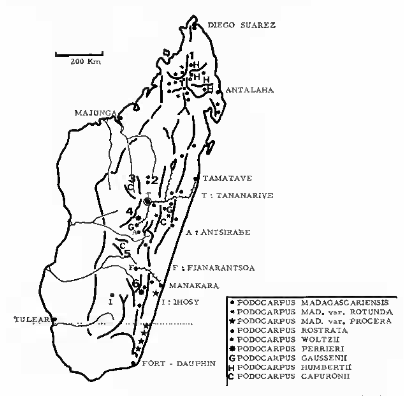


Fig. 1. — Répartition géographique des différentes espèces de **Podocarpus** malgaches.

Il est dommage que le relevé des espèces, avec leur localisation exacte, trouvés dans les herbiers du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et de Tananarive, soient encore si peu nombreux. Mais, même à cette échelle, la répartition géographique des espèces permet nettement d'établir les remarques suivantes :

1° *P. madagascariensis* à feuilles coriaces, linéaires, longues est bien l'espèce la plus répandue que l'on retrouve partout dans la partie Est (du Nord au Sud).

Sa variété *rotunda* l'accompagne parfois au Nord : Tsaratanana (1) et sur les hauteurs des environs de la capitale.

2° La variété créée par DE LAUBENFELS, *P.* var. *procera*, est très localisée, sur les dunes de la côte SE de l'île. S'agit-il vraiment d'une variété, d'une nouvelle espèce différente de *P. madagascariensis* ou d'une race « écologique »? Le fait est que ces arbres ont une écologie bien particulière; fortement exposés aux embruns, ils semblent se trouver à l'aise sur ces dunes sableuses.

3° Les espèces à feuilles aciculaires (exceptionnelles dans le genre) sont remarquablement situées sur les sommets des hautes montagnes.

Le rarissime *P. rostrata* ne se rencontre que vers les sommets du massif culminant de l'île : le Tsaratanana (1).

P. perrieri, séparé de l'espèce précédente par plus de 700 km, caractérise la végétation du massif de l'Ankaratra (4), non loin d'Antsirabé et le massif de l'Andringitra au Sud-Est (6).

4° *P. gaussenii* ne se trouve que dans la région centrale des hauts-plateaux, sur les montagnes de ce secteur, autour d'Antsirabé (4) et de Tsinjoarivo (cassures des hauts-plateaux de l'Est).

5° *P. capuronii* à feuilles linéaires relativement étroites se trouve essentiellement dans la région centrale autour de Tananarive-Antsirabé. C'est l'espèce qui « s'avance » le plus à l'Ouest : tampoketsa d'Ankasobe (entre la rivière Ikopa et le fleuve Betsiboka) (2), et le tampoketsa de Fenoarivo (Tsitondroina, 1626 m) (3), puis au Sud-Ouest dans le massif de l'Itremo, 1922 m (5).

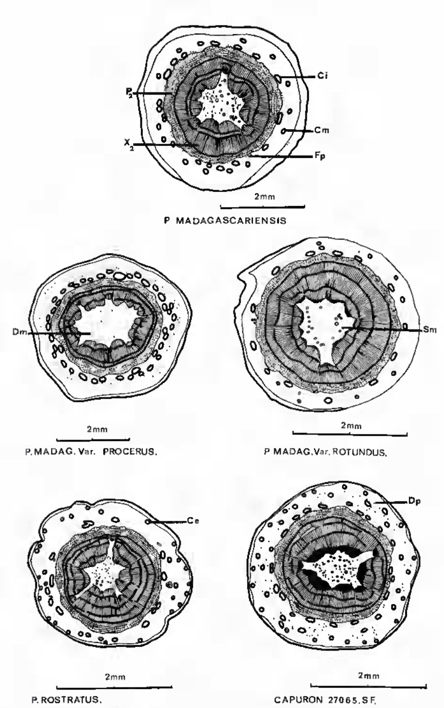
P. woltzii qui ressemble morphologiquement à l'espèce précédente mais dont l'anatomie est particulièrement originale dans la famille, est localisé bien plus au Nord et seulement sur les hauteurs du Tsaratanana (1).

6° Enfin *P. humbertii* à petites feuilles ovales arrondies, est aussi une espèce de l'extrême Nord-Est qui ne se trouve qu'à l'intérieur d'une aire délimitée par le Tsaratanana (1), les villes d'Andapa, Antalaha, Sambava, principalement sur les hauteurs du massif du Marojejy (2137 m) et de ses satellites.

ÉTUDE ANATOMIQUE

L'étude anatomique des *Podocarpus* malgaches a été scindée en deux parties. Nous avons groupé dans cet article la description de 3 espèces et de 2 variétés de *Podocarpus* : *P. madagascariensis*, *P. madagascariensis* var. *procera*, *P. madagascariensis* var. *rotunda*, *P. rostrata*, *P. woltzii*. Les descriptions anatomiques des autres espèces feront l'objet d'une deuxième partie, à paraître ultérieurement.

Avant d'aborder l'étude approfondie du bois secondaire, il nous a semblé intéressant d'envisager la structure anatomique des tiges jeunes des espèces précédemment citées. En effet, l'étude des coupes transversales des



Pl. 2. — Anatomie comparée de la tige jeune des **Podocarpus** malgaches — Sections transversales. (X_2) : xylème secondaire, (P_2) : phloème secondaire avec rangées tangentielles unisériées de fibres libériennes, (Dp) : druses du parenchyme cortical, (Dm) : druses situées dans la moelle, (Fp) : fibres péricycliques, (Sm) : sclérites du parenchyme médullaire, (Ce), (Cm), (Ci) : canaux sécréteurs des zones externe, moyenne et interne du parenchyme cortical.

tiges jeunes, notamment celle de la structure de l'écorce primaire, présente un grand intérêt phylétique, les canaux résinifères se différenciant dès la première année.

I. — STRUCTURE ANATOMIQUE DES TIGES JEUNES

Le tableau de la page 161 résume les caractéres anatomiques essentiels observés en coupe transversale. La planche 2 précise également l'anatomie des régions épidermique, corticale, médullaire et du cylindre central des diverses espèces envisagées. Nous remarquons que certains caractères anatomiques sont plus ou moins développés suivant les espèces, voire même absents. De plus, l'examen des sections transversales se révéle intéressant car il montre à ce stade de développement de l'organe, la présence dans le parenchyme cortical de canaux résinifères les plus externes (quand ils existent), en position sous-épidermique. Avec l'âge et le fonctionnement de la zone génératrice subéro-phellodermique, ces canaux sont nettement altérés, ils peuvent même s'oblitérer et disparaître au cours de la croissance en épaisseur. On voit combien l'étude anatomique de la jeune tige est importante pour la détermination des espèces.

II. — LE BOIS SECONDAIRE DANS LA TIGE JEUNE OU ADULTE

Historique

Le genre *Podocarpus* est représenté par un grand nombre d'espèces (Gaussen, 1974). L'essentiel de nos connaissances concernant le bois secondaire est dû aux travaux de Kaieser (1954), Greguss (1955, 1972). Les *Podocarpus* d'Australie ont fait l'objet d'une étude particulière (Patton, 1927). Des descriptions précises, bien illustrées se rapportent aux *Podocarpus* de Nouvelle-Zélande (Patel, 1967). L'étude anatomique des *Podocarpus* malgaches a seulement été ébauchée par Laurent en 1914 et Lecomte en 1922.

Matériel et Méthodes

Il n'a pas été toujours facile d'obtenir des échantillons de bois « stabilisé ». Certains spécimens ont été prélevés au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris sur des formes de jeunesse. Il est évident, qu'ultérieurement, l'acquisition de bois adulte pour ces mêmes spécimens entrainerait une nouvelle étude de notre part avec révision éventuelle de jugement.

Les trois plans ligneux sont obtenus suivant la technique classique (Normand, 1972). Dans le cas des formes de jeunesse, nous avons recours à l'utilisation du microtome à glaciation (Woltz, 1973). La dissociation des éléments du bois secondaire nous permet d'observer la terminaison des fibres-trachéides, la répartition des types de ponctuations sur les parois et de compléter quelques données biométriques comme la longueur des différents éléments du bois secondaire. (Pl. 7, *5*, *6*, *7*).

SYSTÉMATIQUE ET ANATOMIE COMPARÉE DE LA TIGE JEUNE DES *PODOCARPUS* MALGACHES

		Espèces ou Variétés	**P. madagascariensis**	**P. madagascariensis var. rotunda**	**P. madagascariensis var. procera**	**P. rostrata**	**P. woltzii** *27065 SF*
	Sous-épiderme cellules scléreuses subérifiées		+ en paquets	+	0 parfois qq ∈	+	+
Parenchyme cortical	Druses Macles		0	0	+ ∈ : 70 × 50 µm	0	+ ∈ : 60 × 30 µm
Parenchyme cortical	Sclérites		0	0 parfois qq ∈ : 60 × 30 µm	0	0	0
Parenchyme cortical	nombre de canaux résinifères	zone externe	0	0	0	3 rangs: 15.23 ⌀ 20 µm	3 rangs: 20.24 ⌀ 30 µm
Parenchyme cortical		zone moyenne	2 rangs: 14.18 ⌀ 60 µm	2 rangs: 10.14 ⌀ 40 µm	2 rangs: 10.15 ⌀ 100 µm	8.12 ⌀ 50 µm	14.16 ⌀ 70 µm
Parenchyme cortical	ouverture maximale du canal	zone interne péri-libérienne	14.18 ⌀ 150 µm	10.41 ⌀ 200 µm	15.25 ⌀ 250 µm	7.10 ⌀ 200 µm	19.21 ⌀ 130 µm
Cylindre central	Fibres péricycliques		0 parfois qq ∈	0 parfois qq ∈	0	0 parfois qq ∈	0
Cylindre central	Rangées tangentielles unisériées de fibres libériennes		8.12	4.6	4.6	5.8	4.5
Cylindre central	Sclérites du parenchyme médullaire		+ ∈ : 80 × 60 µm	+ ∈ : 80 × 60 µm	0 mais druses : 50 × 60 µm	+ ∈ : 70 × 25 µm	+ µ : 46 × 40 µm

Source : MNHN, Paris

Les colorations employées sont généralement le vert d'iode, le violet de gentiane et la safranine (MARGUERIER & GIRAUD, 1971). Dans le cas du vert d'iode, les éléments parenchymateux sont vidés, ce qui facilite l'observation de leur paroi et permet de discerner la présence éventuelle de nodules (Pl. 7, *1*, *3*, *4*, *9*) ou de ponctuations (Pl. 5, *8* et Pl. 7, *10*, *11*, *12*). L'utilisation de la safranine, ne nécessitant pas le passage dans l'hypochlorite de sodium, rend plus aisée la localisation des éléments du parenchyme ligneux vertical (Pl. 3, *2* et Pl. 4, *6*).

Avant d'aborder l'étude des structures du bois secondaire, nous donnons des précisions concernant quelques données biométriques : toutes les mesures sont effectuées sur les éléments du bois initial et indiquées parfois sur le bois final. Le parenchyme ligneux vertical est qualifié d'abondant lorsque 5 cellules ou plus sont dénombrées par mm^2 sur une section transversale (PHILIPPS, 1948).

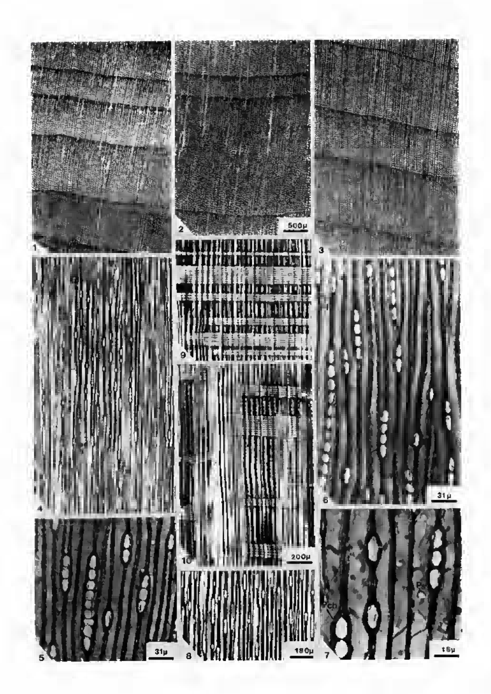
Les critères taxonomiques qui nous ont guidés dans nos descriptions sont essentiellement ceux de PHILIPPS (1948); BOUREAU (1956); GREGUSS (1955, 1972); PATEL (1967); NORMAND (1972).

Les ponctuations radiales sont souvent réparties en chapelets (strings, GREGUSS). Les ponctuations de champs entre les éléments parenchymateux évoquent parfois des cribles (sieve-like pits, PATEL, 1967). La terminologie des ponctuations de champs est confuse et quelquefois divergente suivant les auteurs; nous adoptons celle qui nous semble la plus conforme à la réalité :

a) *Ponctuations semi-aréolées*

Type podocarpoïde: « Oculipores à ouverture étroite, elliptique à tendance verticale, quelquefois si étroite qu'elle a la forme d'un simple trait. L'ouverture de ces ponctuations peut être très développée et aboutir à la forme d'un oopore » (BOUREAU, 1956). « A bordered pit with an aperture almost as large as the bordered pit itself and mostly oblique or vertical in position. The almost vertical aperture most often recalls the chamber outline. Pits of less than half the height of the ray cells » (GREGUSS, 1955). KAIESER (1954) et PATEL (1967) considèrent ces ponctuations comme faisant partie du type cupressoïde. Nous pouvons préciser la définition du type podocarpoïde de la façon suivante : oculipores plus ou moins circulaires à ouverture elliptique correspondant à la limite de l'aréole (tangent), oblique ou à tendance verticale; lumen quelquefois plus étroit, en fente ou presqu'aussi large que l'aréole. Généralement 1 ponctuation, rarement 2,

Pl. 3. — Sections transversales de **Podocarpus** : **1, P. madagascariensis** Baker : Zones d'accroissement nettes (vert d'iode); **2, P. madagascariensis** var. **procera** De Laubenfels : zones d'accroissement nettes, cellules de parenchyme ligneux vertical colorées à la safranine; **3**, zones d'accroissement nettes, cellules de parenchyme non visibles (vert d'iode). — Sections tangentielles (vert d'iode) : **4**, rayons ligneux, ponctuations tangentielles, (Pl) : parois terminales horizontales lisses et (Pn) : parois noduleuses obliques des cellules de parenchyme; **8, P. madagascariensis** var. **procera** De Laubenfels : rayons ligneux, ponctuations tangentielles; **5, 6, 7, P. rostrata** Laurent : rayons ligneux, ponctuations tangentielles, (Pl) : parois terminales horizontales ou obliques lisses des cellules de parenchyme, (Ps) : ponctuations simples des parois tangentielles des cellules de parenchyme et (Pch) : ponctuations simples de champ vues en coupe. — Sections radiales (vert d'iode) **P. madagascariensis** var. **procera** De Laubenfels: **9**, fibres-trachéides dépourvues de ponctuations, parenchyme ligneux vertical, rayons ligneux (bois final); **10**, mêmes éléments que dans 9, ponctuations radiales abiétinéennes (bois initial). — (**1**, 2, 3 à la même échelle; 4, 8 à la même échelle; **9**, 10 à la même échelle).


1
2
500μ
3
9
4
10
200μ
6
31μ
5
31μ
8
180μ
Pch
7
16μ

occupant la moitié de la hauteur des cellules des rayons ligneux (Pl. 8, *5*, *6*, *8* et Pl. 9, *3*, *6*). Formes voisines dont le lumen n'atteint pas le bord de l'aréole, évoquant le type cupressoïde ou à lumen plus développé passant au type taxodioïde (Pl. 9, *1*, *6*, *10*, *12*).

Type cupressoïde: Oculipores à ouverture elliptique nettement comprise dans les limites de l'aréole avec une largeur inférieure à celle-ci, oblique ou à tendance verticale. Le nombre de ces ponctuations est en général de 1,2 ou de 2 paires de ponctuations superposées (PHILIPPS, 1948; GREGUSS, 1955). Chez les Podocarpacées, on rencontre généralement 1 (2) ponctuations de ce type par champ de croisement (Pl. 8, *4*, *9*, *10* et Pl. 9, *4*).

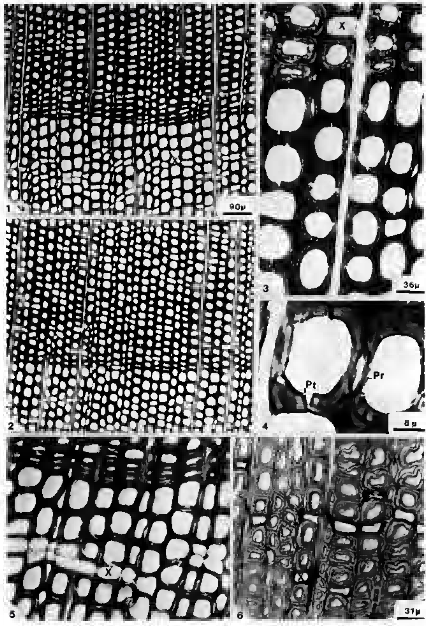
Type taxodioïde: oculipores à ouverture grande, ovoïde ou circulaire, plus large que l'étroite aréole dans laquelle elle est entièrement comprise (tangente au bord de l'aréole); ces ponctuations ont une orientation plutôt horizontale (ou faiblement diagonale) et sont disposées en rangées de 3 à 5 par champ (PHILIPPS, 1948; GREGUSS, 1955; BOUREAU, 1956). On rencontre fréquemment chez les Podocarpacées des ponctuations voisines de ce type mais en général au nombre de 1 (2) par champ, à lumen oblique ou à tendance verticale, aussi utilisons-nous le terme « taxodioïde » (Pl. 8, *7* et Pl. 9, *2*, *12*).

Type dacrydioïde: oculipores circulaires ou légèrement elliptiques, faiblement aréolés, occupant une grande surface du champ de croisement (3/4 à 4/5 de la hauteur des cellules des rayons ligneux); ils sont en général au nombre de 1 à 2 par champ (GREGUSS, 1955) et correspondent aux larges ponctuations taxodioïdes décrites par PATEL en 1967 (Pl. 9, *8*).

Type picéoïde: oculipores de petite taille, à ouverture elliptique très étroite en forme de fente oblique à tendance verticale, dépassant faiblement le diamètre de l'aréole (slightly extended aperture) (PHILIPPS, 1948; GREGUSS, 1955; BOUREAU, 1956). Ce type est très rare chez les Podocarpacées; on observe par contre très souvent dans le bois final et de compression des ponctuations évoquant à tort le type picéoïde : PHILIPPS met en garde contre une éventuelle confusion : « slightly extended aperture must not be confused with slit-like extensions of the pit apertures found in compression wood of all Conifers ». Nous utilisons donc le terme « picéoïde » (Pl. 9, *6*, *11*).

b) *Ponctuations simples*

Type oopore: « grandes ponctuations simples à ouverture ovale, plus ou moins circulaire et autour desquelles il n'y a pas d'aréole visible » (BOUREAU, 1956). Oopore signifie étymologiquement en forme d'œuf. Toutefois, on utilise très souvent ce terme en lui donnant une définition plus large; un oopore correspond alors à une ponctuation simple qui peut présenter diverses formes. Quelquefois la terminologie est propre



Pl. 4. — Sections transversales de **Podocarpus** : **P. madagascariensis** Baker : **1**, éléments de bois initial et final, (X), cellules de parenchyme ligneux vertical disposées en files tangentielles ou en groupes (vert d'iode). — **P. madagascariensis** var. **procera** De Laubenfels : **2**, même légende que dans **1**; **3**, **4**, fibres-trachéides du bois initial, (Pr) : ponctuations radiales et (Pt) : ponctuations tangentielles vues en coupe, (X) : cellules de parenchyme ligneux vertical (vert d'iode); **5**, (X) : cellules de parenchyme (vert d'iode); **6**, (X) : cellules de parenchyme (safranine). — (1, 2 à la même échelle; 5, 6 à la même échelle.)

à certains auteurs : window-like pit (PHILIPPS, 1948), *Pinus sylvestris*-type pit (GREGUSS, 1955)...

Type phyllocladoïde: 1, rarement 2 grandes ponctuations occupant souvent tout le champ, elliptiques, obliques, quelquefois très étroites en fente et présentant généralement des extrémités effilées (KRÄUSEL, 1949).

*Type circopore ou circoporoïde** : 1, souvent 2 ponctuations occupant souvent tout le champ, circulaires ou tout au plus ovales ou allongées horizontalement, jamais obliques (KRÄUSEL, 1949), (Pl. 9, *7*, *9*).

Ces différents types de ponctuations simples peuvent présenter occasionnellement des vestiges d'aréoles et nous utilisons souvent le terme d'oopore faiblement aréolé (Pl. 9, *8*).

Podocarpus madagascariensis Baker

ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS : Madagascar : *12799 SF*, C.T.F.T.; *12801 SF*, C.T.F.T.

Bois de couleur jaunâtre à grain fin, texture faible. Distinction entre cœur et aubier peu marquée. Bois homoxylé, pycnoxylique, dépourvu de canaux sécréteurs normaux ou traumatiques.

ZONES D'ACCROISSEMENT

Distinctes, visibles à l'œil nu, rarement accompagnées de faux cernes, de 250 µm à 3 mm d'épaisseur (valeurs les plus fréquentes de 0,6 à 1 mm). Bois final constitué généralement de 4 à 6 assises de fibres-trachéides. Passage progressif du bois initial au bois final (Pl. 3, *1*).

FIBRES-TRACHÉIDES

Fibres-trachéides longues de 2 à 4,5 mm (valeurs les plus fréquentes de 3 à 3,9 mm), à terminaison effilée, arrondie ou aplatie, quelquefois ponctuée.

Densité des fibres-trachéides : 1300 par mm².

Nombre de files radiales de fibres-trachéides compris entre 2 rayons consécutifs variant de 1 à 12 (valeurs les plus fréquentes de 2 à 5).

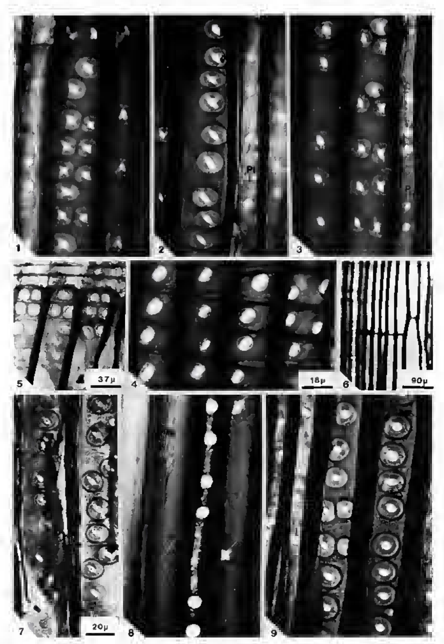
N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
F	9	14	21	25	14	6	3	3	2	1	1	1

N : Nombre de files radiales de fibres-trachéides compris entre 2 rayons consécutifs.
F : Fréquence observée.

Files radiales de fibres-trachéides de petit calibre entre les autres fibres.

Bois initial: sections transversales généralement polygonales à contours internes arrondis, allongées radialement ou tangentiellement (Pl. 3, *1* et

(*) Certains auteurs ne font pas de distinction entre les termes dacrydioïde et circoporoïde.



Pl. 5. — Sections radiales de **Podocarpus** : **P. madagascariensis** Baker : **1, 2, 3,** différents aspects de ponctuations radiales, (Pl) : parois terminales horizontales lisses et (Pp) : parois radiales garnies de ponctuations podocarpoïdes des cellules de parenchyme ligneux vertical (vert d'iode); **4,** ponctuations de champs podocarpoïdes à large ouverture, parois horizontales et terminales lisses et minces des cellules de rayons ligneux (vert d'iode). — **P. madagascariensis** var. **procera** De Laubenfels : **5, 7, 9,** différents aspects des ponctuations radiales séparées par des crassules et (Ps) : ponctuations simples de la paroi radiale d'une cellule parenchymateuse (vert d'iode et safranine); **6,** trabécules dans les fibres-trachéides du bois initial; **8,** ponctuations simples de la paroi radiale de cellules parenchymateuses, ponctuations abiétinéennes à lumen croisé du bois final (vert d'iode). — (**1, 2, 3, 7, 8, 9** à la même échelle).

Pl. 4, *1*). Rares méats. Épaisseur des parois des fibres-trachéides de 4 à 5 µm. Diamètre radial compris entre 8 et 64 µm, (valeurs les plus fréquentes de 36 à 45 µm). Diamètre tangentiel compris entre 8 et 50 µm (valeurs les plus fréquentes de 27 à 42 µm).

Bois final : Sections transversales rectangulaires, quelquefois quadrangulaires, rarement polygonales. Épaisseur des parois de 6 à 8 µm. Diamètre radial compris entre 7 et 30 µm (valeurs les plus fréquentes de 14 à 20 µm). Diamètre tangentiel compris entre 9 et 50 µm (valeurs les plus fréquentes de 20 à 40 µm) (Pl. 4, *1*). Ponctuations radiales : unisériées (96 %), rarement localement bisériées (3 %) ou réparties en groupes de 2 ou 3 (1 %) et présentant les types suivants :

— araucarien : ponctuations unisériées légèrement écrasées ou écrasées souvent disposées en chapelets (strings) de 2 à 5 éléments (Pl. 5, *2*). Σ[1] compris entre 0,63 et 0,94. Très rares ponctuations bisériées alternes espacées.

— abiétinéen : ponctuations en majorité unisériées espacées, circulaires. Distance entre les ponctuations de l'ordre de 4 à 20 µm (100 µm). Ponctuations unisériées, circulaires contiguës moins fréquentes. Ponctuations localement bisériées opposées sur 1 à 3 éléments, circulaires, peu représentées (Pl. 5, *1* et Pl. 7, *11*).

— Groupes de 2 ou 3 ponctuations circulaires (Pl. 5, *3*).

Parois radiales des fibres-trachéides du bois final souvent dépourvues de ponctuations ou garnies de ponctuations unisériées circulaires sporadiques. Ponctuations unisériées réparties très souvent de manière quelconque, décalées les unes par rapport aux autres (marges inégales de part et d'autre des ponctuations radiales).

Hauteur des ponctuations comprise entre 14 et 20 µm; largeur comprise entre 14 et 22 µm; diamètre le plus fréquent de l'ordre de 18 × 18 µm. Lumens circulaires (4-5 µm), elliptiques obliques (7 × 3 µm), ou croisés.

Crassules de 2 µm d'épaisseur présentes. Trabécules observées par endroits. Éléments spiralés et septes absents.

Forme, type, disposition et dimensions des ponctuations radiales étant souvent l'objet de grandes variations au sein d'une même fibre-trachéide.

Ponctuations tangentielles : abondantes dans le bois final, plus rares et dispersées dans le bois initial. Unisériées présentant des dispositions voisines des ponctuations radiales.

— Type araucarien : ponctuations unisériées légèrement écrasées (14 × 16 µm), (15 × 17 µm), (17 × 18 µm) réparties en courtes chaînettes de 2, 3 ou 4 éléments.

— Type abiétinéen le plus fréquent : ponctuations unisériées circulaires contiguës ou espacées réparties de manière irrégulière en courtes chaînettes. Diamètre variant de 10 à 20 µm (valeurs les plus fréquentes

1. Σ : coefficient d'écrasement des ponctuations radiales.

Exemple des mesures les plus significatives effectuées en µm sur les ponctuations radiales des fibres-trachéides du bois initial:

Type, disposition forme des ponctuations radiales	L	h	l	m
Unisériées, espacées, circulaires	32	17	17	3-2
Unisériées, espacées, circulaires	44	20	20	7-7
Unisériées, espacées, circulaires	36	18	18	7-4
Unisériées, circulaires, contiguës	30	16	16	2-2
Unisériées, plus ou moins espacées, légèrement écrasées	38	17	18	2-8
Unisériées, espacées, écrasées	44	18	22	2-7
Unisériées, contiguës, écrasées	42	14	22	7-5
Bisériées, opposées, circulaires	44	18 × 2	18 × 2	1-1
Bisériées, opposées, circulaires	40	18 - 14	20 - 14	0-0
Groupe de 3 ponctuations circulaires	40	18 × 3	18 × 3	0-0

L : largeur des fibres-trachéides; — h : hauteur de la ponctuation radiale; — l : largeur de la ponctuation radiale; — m : largeur des marges latérales.

de 14 à 18 µm). Lumens circulaires (3 × 4 µm), elliptiques obliques (3 × 7 µm) ou croisés (Pl. 7, *3*, *4* et Pl. 3, *4*).

— Groupes de 2 ou 3 ponctuations très rares.

Rayons ligneux

Homogènes (Pl. 3, *4*), dépourvus de canaux sécréteurs, étroits.

Unisériés (97 %), très rarement bisériés sur 2 à 6 cellules (Pl. 3, *4* et Pl. 7, *1*, *2*, *3*, *4*, *11*).

Hauteur de 1 à 20 cellules (Pl. 3, *4*).

Valeurs statistiques donnant plus de précision sur leur ordre de grandeur : mode = 1; médiane = 2; moyenne $\overline{X}$ = 4,25 ; variance v = 14,84 ; écart-type δ = 3,85 donnant par les valeurs $\overline{X} - \delta$ et $\overline{X} + \delta$, la dispersion de la variable N autour de la moyenne soit 0,9 et 8,1 (les rayons variant donc le plus souvent de 1 à 8 cellules). Coefficient de variation V = 91 %. Erreur standard de la moyenne Sm = 0,387 permettant de déterminer les limites de son intervalle de confiance $\overline{X} \pm$ 2 Sm soit 3,48 et 5,02 pour un coefficient de sécurité de 95 % (Histogramme 1, fig. 6).

N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
F	22	20	14	10	9	8	5	2	1	2	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1

N : Nombre de cellules des rayons ligneux.
F : Fréquence observée.

Densité des rayons ligneux : 10-11 rayons par mm horizontal tangentiel et 95-100 par mm².

Cellules couchées : hauteur généralement de 16-20 µm, de l'ordre de

25 μm (cellules marginales), de 24 à 30 μm (cellules isolées). Présence de très petites cellules de 2-3 μm dispersées parmi les autres (Pl. 7, *11*). Largeur des cellules des rayons de l'ordre de (6-) 10 (-14) μm. Longueur comprise

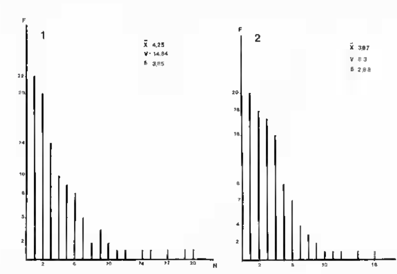
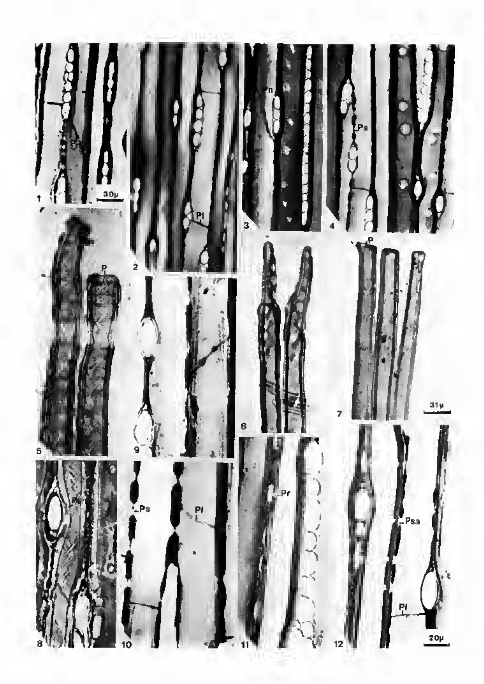


Fig. 6. — **1, Podocarpus madagascariensis** Baker : histogramme montrant la variation du nombre de cellules couchées formant la hauteur des rayons ligneux; (F) : fréquence, (N) : nombre de cellules couchées, ($\bar{X}$) : moyenne arithmétique, (V) : variance, (δ) : écart-type. **2, P. madagascariensis** var. **procera** De Laubenfels : histogramme montrant la variation du nombre de cellules couchées formant la hauteur des rayons ligneux; (F) : fréquence, (N) : nombre de cellules couchées, ($\bar{X}$) : moyenne arithmétique, (V) : variance, (δ) : écart-type.

entre 110 et 280 μm, (valeurs les plus fréquentes allant de 140 à 200 μm). Sections tangentielles des cellules elliptiques à contours arrondis. Parois horizontales lisses et très minces de 2 μm d'épaisseur. Parois terminales obliques ou subverticales lisses et très minces de 2 μm d'épaisseur (Pl. 5, *4* et Pl. 7, *11*). Indentures absentes.

Pl. 7. — Sections tangentielles de **Podocarpus** : **P. madagascariensis** Baker : **1, 2, 3, 4**, rayons ligneux unis ou localement bisériés, ponctuations tangentielles, (Pl) : parois terminales horizontales lisses et (Pn) : parois obliques noduleuses des cellules de parenchyme ligneux vertical, (Ps) : ponctuations simples des parois radiales des cellules de parenchyme (vert d'iode); **9**, nodules d'une paroi terminale oblique; **10**, (Pl) : parois terminales horizontales lisses et (Ps) : ponctuations simples (vues en coupe) des parois radiales des cellules de parenchyme; **11**, rayon ligneux localement bisérié à très petites cellules et (Pr) : ponctuations radiales abiétinéennes (vues en coupe); **12**, (Pl) : paroi terminale horizontale lisse et (Psa) : ponctuations semi-aréolées des parois radiales (vues en coupe) des cellules de parenchyme (vert d'iode). — **P. madagascariensis** var. **procera** De Laubenfels : **5, 6, 7**, dissociation des éléments (violet de gentiane) : terminaisons des fibres-trachéides effilées, horizontales lisses ou ponctuées (P); **8**, rayon ligneux, ponctuations tangentielles et (Pch) : ponctuations de champs simples vues en coupe (safranine). — (1, 2, 3, 4 à la même échelle; 5, 6, 7 à la même échelle; 8, 9, 10, 11, 12 à la même échelle).



1
30µ
Pr
2
Pl
3
n
4
Ps
5
P
6
7
P
31µ
8
9
10
Ps
Pl
11
Pr
12
Psa
Pl
20µ

PARENCHYME LIGNEUX VERTICAL

Abondant, représenté par des cellules dispersées (X) parmi les fibres-trachéides par des files tangentielles de 2, 3, 4, 5 exceptionnellement 6, 7, 8, 9 cellules ou plus rarement par des cellules réunies en groupe (cluster) de 2 à 4 éléments (Pl. 3, *1* et Pl. 4, *1*).

Cellules parenchymateuses á parois trés minces (1 á 3 µm) et section transversale généralement rectangulaire (Pl. 4, *1* et Pl. 7, *12*). Diamètre radial de l'ordre de 16 à 20 µm. Diamétre tangentiel compris entre 20 et 42 µm (valeur la plus fréquente de 30 µm). Hauteur variant de 70 á 370 µm (valeurs les plus fréquentes de 210 à 270 µm).

Cellules limitées par des parois terminales horizontales (PL) très minces (1 µm) et lisses (Pl. 5, *2* et Pl. 7, *1, 2, 4, 10, 12*), plus rarement par des parois obliques présentant des nodules (Pn), au nombre de 1 á 6 (Pl. 3, *4* et Pl. 7, *1, 3, 9*). Parois verticales des cellules ponctuées; — ponctuations simples (Ps) circulaires ou elliptiques de (7 × 8 µm), (10 × 10 µm) de diamétre, séparées le plus souvent par une distance de 30-40 µm prédominantes sur les parois radiales, peu visibles sur les parois tangentielles (Pl. 7, *2*) ou vues en coupe suivant une section tangentielle (Pl. 7, *4, 10*). Par endroits, présence de trés petites ponctuations simples de 2 à 4 µm de diamètre groupées, évoquant des plages criblées; — ponctuations semi-aréolées mettant en relation un élément conducteur et un élément parenchymateux, de type podocarpoïde (Pp) ou cupressoïde, espacées, de faibles dimensions (6-7 × 6-7 µm) nombreuses sur les parois radiales (Pl. 5, *2, 3*), observées quelquefois en coupe (Psa) suivant une section tangentielle (Pl. 7, *12*).

PONCTUATIONS DE CHAMPS

a) *Ponctuations de champs (éléments conducteur vertical et parenchymateux horizontal).*

Généralement une ponctuation par champ, rarement 2 (cellules marginales). Champs plus ou moins rectangulaires, souvent non ponctués. Différents types de ponctuations observés :

Ponctuations semi-aréolées ou oculipores

Type podocarpoïde : (Pl. 8, *5, 8, 10*), le plus fréquent; 1 ponctuation occupant généralement la moitié de la hauteur des champs de croisement, plus ou moins circulaire à lumen oblique elliptique oblique vertical à subvertical (diamétre : 11 × 11 µm, lumen : 11 × 2 µm), (D : 10 × 10 µm, 1 : 10 × 3 µm), (D : 9 × 8 µm, 1 : 9 × 2 µm). Formes voisines également bien représentées (Pl. 8, *6*), à lumen subvertical à vertical, trés étroit en fente, n'atteignant pas tout à fait les limites de l'aréole (D : 11 × 11 µm, 1 : 11 × 1 µm), (D : 9 × 5 µm, 1 : 9 × 1 µm), (D : 7 × 7 µm, 1 : 6,5 × 1,5

μm), (D : 6 × 6 μm, l : 6 × 0,5 μm). (Ponctuations correspondant au passage vers le type cupressoïde).

Type « taxodioïde » : (Pl. 8, *7*), peu fréquent; 1 ponctuation à large lumen oblique à subvertical (D : 10 × 9 μm, l : 9 × 5,5 μm). Ponctuations à large lumen correspondant aux formes de transition vers les types dacrydioïdes. Autre forme peu représentée à large lumen oblique ou subhorizontal évoquant le vrai type taxodioïde (D : 12 × 10 μm, l : 12 × 4 μm), (D : 9 × 9 μm, l : 9 × 6,5 μm).

Type dacrydioïde : très rare; 1-2 ponctuations plus ou moins circulaires légèrement aréolées (D : 11 × 11 μm, l : 11 × 10 μm).

Type cupressoïde : (Pl. 8, *4*, *10*), bien représenté; 1 ponctuation circulaire à lumen elliptique étroit, subvertical à vertical, nettement compris dans les limites de l'aréole, occupant très souvent plus de la moitié de la hauteur du champ de croisement (D : 13 × 12 μm, l : 10 × 3 μm), (D : 10 × 10 μm, l : 8 × 3 μm). Dans certains cas, (Pl. 8, *9*) lumen très étroit en fente, vertical, nettement compris dans les limites de l'aréole (D : 13 × 11 μm, l : 7 × 1 μm), (D : 8 × 8 μm, l : 6 × 1 μm). Plus rarement lumen circulaire ou elliptique à tendance horizontale (D : 12 × 12 μm, l : 8 × 7 μm), (D : 11 × 10 μm, l : 9 × 8 μm).

Ponctuations simples

Type oopore : assez rare, ponctuations elliptiques, allongées horizontalement (D : 16 × 11 μm).

Type phyllocladoïde : non observé.

Type circopore : rare (D : 10 × 9 μm).

Type oopore légèrement aréolé : assez peu fréquent; 1 (2) ponctuations elliptiques obliques, ou plus ou moins allongées horizontalement (D : 16 × 11 μm, l : 16 × 7 μm). Très rares oopores obliques, à terminaisons effilées suivant le grand axe (type phyllocladoïde).

Ponctuations quelquefois groupées par 2 suivant une ligne horizontale (premiers éléments du bois initial de grand calibre et cellules marginales) présentant les types podocarpoïde, cupressoïde, « taxodioïde » et oopore de dimensions inférieures à celles des ponctuations isolées.

Ponctuations du bois final généralement podocarpoïdes évoquant souvent à tort le type picéoïde (rarement représenté).

b) Ponctuations de champs (éléments parenchymateux vertical et parenchymateux horizontal).

Champs de croisement plus ou moins quadrangulaires garnis le plus souvent d'une ponctuation simple elliptique, allongée horizontalement (D : 14 × 7 μm) ou scalariforme. Quelquefois 2 ponctuations par champ, scalariformes ou elliptiques (D : 11 × 10 μm) et plus rarement, groupe de petites ponctuations simples.

Podocarpus madagascariensis var. **procera** De Laubenfels

— Échantillons étudiés : Madagascar : *12802 SF*, C.T.F.T.; *12803 SF*, C.T.F.T.; *Capuron 11774 SF*, P; *Capuron 17829 SF*, P; *Aymonin 24933*, P.

Bois de couleur jaunâtre à grain fin, texture faible. Distinction entre cœur et aubier peu marquée. Bois homoxylé, pycnoxylique, dépourvu de canaux sécréteurs normaux ou traumatiques.

Zones d'accroissement

Distinctes, visibles à l'œil nu, rarement accompagnées de faux-cernes, de 450 µm à 2,2 mm d'épaisseur (valeurs les plus fréquentes de 0,9 à 1,3 mm). Lignes limitantes très marquées. Bois final représenté par 2 à 6 assises de fibres-trachéides. Passage progressif du bois initial au bois final (Pl. 3, *2*, *3*).

Fibres-trachéides

Fibres-trachéides de 1,5 à 4 mm de longueur (valeurs les plus fréquentes de 2 à 3,3 mm), à terminaison effilée ou horizontale, très souvent ponctuée (P) en leur milieu (Pl. 7, *5*, *6*, *7*).

Densité des fibres-trachéides : 1200 par mm².

Nombre de files radiales de fibres-trachéides compris entre 2 rayons consécutifs allant de 1 à 16 (valeurs les plus fréquentes de 2 à 7).

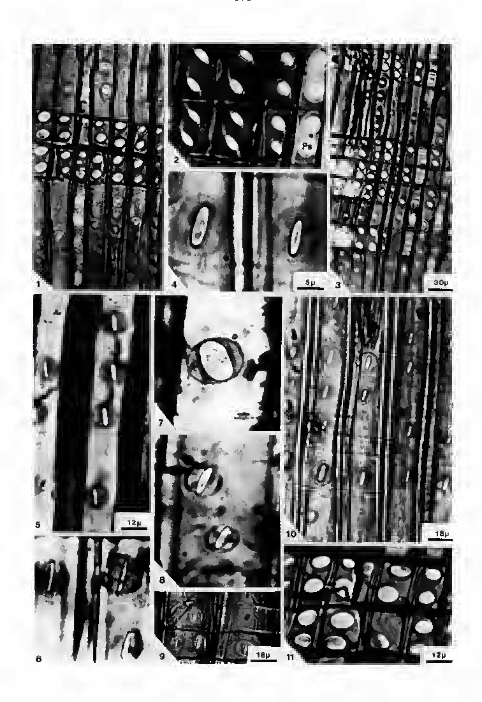
N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
F	10	18	15	15	9	8	7	5	4	2	1	1	2	1	1	1

N : Nombre de files radiales de fibres-trachéides entre 2 rayons consécutifs.
F : Fréquence observée.

Files radiales de fibres-trachéides de petit calibre intercalées entre les autres fibres.

Bois initial : sections transversales généralement polygonales à contours internes arrondis, allongées radialement ou tangentiellement (Pl. 3, *2*, *3*

Pl. 8. — Sections radiales de **Podocarpus** ; **P. rostrata** Laurent (safranine) : **1**, **3**, ponctuations radiales abiétinéennes, rayons ligneux à parois horizontales et terminales lisses, oopores légèrement aréolés, ponctuations dacrydioïdes et (Ps) : ponctuations simples allongées de champs au niveau du parenchyme ligneux vertical; **2**, ponctuations de champs podocarpoïdes à large ouverture et ponctuations simples de champs au niveau du parenchyme ligneux vertical; **10**, oopores légèrement aréolés allongés horizontalement du bois initial et ponctuations dacrydioïdes. — **P. madagascariensis** Baker : ponctuations de champs : **4**, type cupressoïde à lumen subvertical (violet de gentiane); **5**, type podocarpoïde à lumen subvertical, n'atteignant pas tout à fait les limites de l'aréole (violet de gentiane); **6**, type podocarpoïde à lumen en fente subvertical à vertical n'atteignant pas tout à fait les limites de l'aréole (violet de gentiane); **7**, type « taxodioïde » (violet de gentiane); **8**, ponctuations podocarpoïdes typiques à lumen elliptique oblique (safranine); **9**, type cupressoïde à lumen en fente nettement compris dans les limites de l'aréole (safranine); **10**, ponctuations cupressoïdes et podocarpoïdes à lumen subvertical à vertical (violet de gentiane). — (1, 3 à la même échelle; 2, 11 à la même échelle; 4, 6, 7, 8 à la même échelle).


Ps
1
2
4
5µ
3
30µ
5
12µ
7
8
10
18µ
6
9
18µ
11
12µ

et Pl. 4, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*). Méats présents. Épaisseur des parois des fibres-trachéides de l'ordre de 4 à 5 µm. Diamètre radial compris entre 8 et 72 µm, (valeurs les plus fréquentes de 36 à 50 µm). Diamètre tangentiel compris entre 8 et 55 µm, (valeurs les plus fréquentes de 28 à 46 µm). Fibres-trachéides souvent de grand calibre (premiers éléments de bois initial différenciés).

Bois final: Sections transversales rectangulaires, quadrangulaires, rarement polygonales. Épaisseur des parois de 6 à 8 µm. Diamètre radial compris entre 7 et 30 µm, (valeurs les plus fréquentes de 12 à 16 µm). Diamètre tangentiel compris entre 7 et 55 µm, (valeurs les plus fréquentes de 22 à 40 µm) (Pl. 4, *2*, *3*, *4*). Ponctuations radiales : unisériées (90 %), localement bisériées (9 %) ou réparties en groupes de 2 ou 4 (1 %), présentant les types suivants :

— Araucarien : ponctuations unisériées légèrement écrasées ou écrasées, souvent disposées en chapelets (strings) de 2 à 10 éléments, fréquemment séparées par des crassules. Σ compris entre 0,7 et 0,94. Ponctuations bisériées alternes, espacées, souvent séparées par des crassules. (Pl. 5, *7*).

— Abiétinéen : ponctuations en majorité unisériées espacées, circulaires (Pl. 5, *7*). Distance entre les ponctuations de l'ordre de 2-20 (-120) µm. Ponctuations unisériées, circulaires contiguës bien représentées, quelquefois réparties en chapelets de 2 à 8 éléments souvent limités par des crassules (Pl. 5, *9*). Ponctuations localement bisériées opposées sur 1 à 3 éléments circulaires, souvent séparées par des crassules (Pl. 5, *5*, *9*).

— Groupes de 2, 3 ou 4 ponctuations circulaires fréquemment séparées par des crassules.

Parois radiales des fibres-trachéides du bois final souvent dépourvues de ponctuations (Pl. 3, *9*) ou garnies de ponctuations unisériées circulaires sporadiques. Ponctuations unisériées réparties très souvent de manière quelconque, décalées les unes par rapport aux autres (Pl. 5, *7*). Ponctuations bisériées fréquentes sur les parois radiales des premières fibres-trachéides du bois initial, de grand calibre, généralement à terminaison horizontale ponctuée (Pl. 7, *5*).

Hauteur des ponctuations comprise entre 13 et 22 µm, largeur comprise entre 14 et 23 µm; diamètre le plus fréquent de l'ordre de 19 × 19 µm. Lumens circulaires (4-7 µm), elliptiques obliques (7 × 2 µm), croisés.

Crassules très nettes de 3 µm d'épaisseur (Pl. 7, *4*). Trabécules observées par endroits (Pl. 5, *6*). Éléments spiralés et septes absents.

Forme, type, disposition et dimensions des ponctuations radiales étant souvent l'objet de grandes variations au sein d'une même fibre-trachéide.

Ponctuations tangentielles : abondantes dans le bois final, plus rares et dispersées dans le bois initial (Pt, Pl. 4, *3* et *4*). Différents types observés :

— type araucarien : peu représenté, ponctuations unisériées légèrement écrasées (15 × 12 µm). Rares ponctuations bisériées alternes espacées;

Exemple des mesures les plus significatives effectuées en µm sur les ponctuations radiales des fibres-trachéides du bois initial:

TYPE, DISPOSITIONS FORME DES PONCTUATIONS RADIALES	L	h	l	m
Unisériées, espacées, circulaires	30	14	14	4-4
Unisériées, espacées, circulaires	36	19	19	4-3
Unisériées, espacées, circulaires	46	22	22	12-4
Unisériées, circulaires, contigues	38	16	16	10-2
Unisériées, circulaires, contiguës	42	20	20	10-2
Unisériées, plus ou moins espacées, légèrement écrasées	40	19	21	10-2
Unisériées, espacées, écrasées	46	18	23	8-8
Unisériées, contiguës, légèrement écrasées	38	16	18	8-2
Unisériées, contiguës, écrasées	40	14	20	4-12
Bisériées, alternes, circulaires	42	17 - 16	17 - 16	0-0
Bisériées, opposées, circulaires	45	19 × 2	19 × 2	0-0
Groupe de 3 ponctuations circulaires	42	17 × 3	17 × 3	1-1

L : largeur des fibres-trachéides; — h : hauteur de la ponctuation radiale; — l : largeur de la ponctuation radiale; — m : largeur des marges latérales.

— type abiétinéen : le plus fréquent, ponctuations unisériées circulaires espacées prédominantes (10 × 10 µm), (11 × 11 µm), (12 × 12 µm), (14 × 14 µm), (15 × 15 µm) de diamètre. Ponctuations circulaires contiguës moins fréquentes, réparties en courtes chaînettes de 1 à 3 éléments.

— Groupes de 2 à 3 ponctuations très rares.

Diamètre des ponctuations tangentielles compris entre 8 et 16 µm, (valeurs les plus fréquentes de 12 à 15 µm). Lumens circulaires (3 × 3 µm), le plus souvent elliptiques obliques (7 × 2 µm) ou croisés.

RAYONS LIGNEUX

Homogènes (Pl. 3, *8*, *9*, *10*) dépourvus de canaux secréteurs, étroits. Unisériés (97 %), très rarement bisériés sur 2 à 6 cellules.

Hauteur de 1 à 16 cellules (Pl. 3, *8* et Pl. 7, *8*). Valeurs statistiques donnant plus de précision sur leur ordre de grandeur : mode = 1; médiane = 3; moyenne $\overline{X}$ = 3,87; variance v = 8,3 ; écart-type δ = 2,88 ; dispersion de la variable N autour de la moyenne = 0,99 et 6,75. Donc, variation de la hauteur des rayons de 1 à 7 cellules. Coefficient de variation V = 74 %. Erreur-standard de la moyenne Sm = 0,29, permettant de déterminer les limites de son intervalle de confiance X 2 Sm soit 3,29 et 4,45 pour un coefficient de sécurité de 95 %. (Histogramme 2, fig. 6).

N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
F	20	18	17	15	9	7	4	3	2	1	1	1	0	1	0	1

N : Nombre de cellules des rayons ligneux.
F : Fréquence observée.

Densité des rayons ligneux : 9 à 10 rayons par mm horizontal tangentiel et 75-95 par mm². Rayons ligneux nombreux.

Cellules couchées : hauteur de l'ordre de 14 à 20 µm, de 20 à 24 µm (cellules marginales), de 25 à 30 µm (cellules isolées). Rayons ligneux étroits larges de 6-11 (-16) µm. Longueur comprise entre 80 µm et 260 µm, (valeurs les plus fréquentes variant de 190 à 210 µm. Sections tangentielles des cellules elliptiques à contours arrondis. Parois horizontales lisses et minces de 0,5 à 1 µm d'épaisseur (Pl. 9, *7*, *11*, *12*). Parois tangentielles obliques ou verticales, lisses et trés minces de 0,5 à 1 µm d'épaisseur. Indentures absentes.

Parenchyme ligneux vertical

Abondant, représenté par des cellules (X) disséminées parmi les fibres-trachéides (Pl. 3, *9*, *10* et Pl. 4, *2*, *3*, *6*), par des files tangentielles de 2, 3, 4, 5 exceptionnellement 6, 7, 8, 9 cellules, plus rarement par des groupes (cluster) de 2 à 4 éléments (Pl. 4, *2*, *3*, *5*, *6*).

Cellules parenchymateuses à parois très minces (1 à 3 µm) et section transversale généralement rectangulaire, allongée tangentiellement (Pl. 4, *2*, *5*, *6*). Diamètre radial de l'ordre de 16 à 20 µm. Diamétre tangentiel compris entre 20 et 44 µm, (valeurs les plus fréquentes de 24 à 30 µm). Cellules allongées verticalement; hauteur comprise entre 55 et 420 µm, (valeurs les plus fréquentes de 240 à 300 µm).

Cellules limitées par des parois transversales horizontales ou légèrement obliques très minces (1 µm) et lisses, très rarement par des parois obliques noduleuses (1 à 2 nodules peu marquées). Parois verticales des cellules ponctuées; — ponctuations simples (Ps) circulaires ou elliptiques de (8×7 µm), (9×10 µm), (13×9 µm), (14×8 µm) de diamètre, séparées le plus souvent par une distance de 30-40 µm, prédominantes sur les parois radiales (Pl. 5, *8*, *9*), peu nombreuses sur les parois tangentielles; — ponctuations semi-aréolées de type podocarpoïde ou cupressoïde, espacées, de faible diamètre (6×6 µm), quelquefois sur les parois tangentielles.

Ponctuations de champs

a) *Ponctuations de champs (éléments conducteur vertical et parenchymateux horizontal).*

Généralement 1 ponctuation par champ, quelquefois 2 et exceptionnellement 3. Champs plus ou moins rectangulaires, souvent non ponctués. Différents types de ponctuations observées :

Ponctuations semi-aréolées ou oculipores

Type podocarpoïde : (Pl. 9, *1*, *3*, *6*, *10*, *12*), le plus fréquent; 1 ponctuation occupant la moitié de la hauteur des champs de croisement, plus

ou moins circulaires à lumen elliptique oblique, généralement de diamètre moyen (D : 11 × 10 µm, l : 11 × 2 µm), (D : 10 × 9 µm, l : 10 × 2 µm), présentant quelquefois des dimensions supérieures (D : 12 × 12 µm, l : 12 × 2 µm), (D : 12 × 10 µm, l : 12 × 2,5 µm), ou inférieures (D : 9 × 7 µm, l : 9 × 2,5 µm). Très souvent, ponctuations dont le lumen n'atteint pas tout à fait les limites de l'aréole (Pl. 9, *1*, *6*, *10*); correspond aux formes de transition avec le type cupressoïde. Rares ponctuations à lumen très étroit, en fente (D : 11 × 6 µm, l : 11 × 1 µm), (D : 6 × 6 µm, l : 6 × 1 µm). Quelques ponctuations évoquant à tort le type picéoïde, à lumen oblique (Pl. 9, *5*, *11*). Ponctuations assez nombreuses à lumen plus large (supérieur à 2,5 µm) représentant les formes intermédiaires entre le type podocarpoïde et taxodioïde.

Type « taxodioïde » : (Pl. 9, *2*, *12*), assez fréquent; 2 ponctuations à lumen large, oblique à subvertical (D : 11 × 8 µm, l : 11 × 5 µm), (D : 10 × 10 µm, l : 10 × 5 µm), (D : 8 × 8 µm, l : 8 × 4 µm). Autre forme peu représentée à large lumen elliptique subhorizontal évoquant le vrai type taxodioïde (D : 12 × 9 µm, l : 12 × 6 µm), ponctuations à très large lumen (⩾ 5 µm) oblique ou subvertical (D : 11 × 10 µm, l : 10 × 7 µm), représentant les termes de passage vers les types dacrydioïde et oculipore (Pl. 9, *2*).

Type dacrydioïde : (Pl. 9, *8*), très rare, 1-2 ponctuations; circulaires, légèrement aréolées (D : 12 × 11 µm, l : 12 × 9 µm), (D : 8 × 8 µm, l : 7 × 7 µm).

Type cupressoïde : (Pl. 9, *4*), peu fréquent; 1 ponctuation plus ou moins circulaires à lumen elliptique oblique ou subvertical nettement compris dans les limites de l'aréole, occupant très souvent plus de la moitié de la hauteur du champ de croisement (D : 12 × 12 µm, l : 9 × 3 µm). Quelques petites ponctuations à lumen étroit en fente (D : 6 × 6 µm, l : 6 × 1 µm). Plus rarement, ponctuations de taille moyenne à lumen circulaire ou elliptique (D : 14 × 13 µm, l : 7 × 7 µm).

Ponctuations simples

Type oopore : (Pl. 7, *8* et Pl. 9, *9*), assez fréquent au niveau des premiers éléments du bois initial de grand calibre. Généralement, 1 ponctuation de champ elliptique, allongée horizontalement (D : 20 × 12 µm), (D : 17 × 12 µm), pouvant atteindre de grandes dimensions (D : 31 × 24 µm), (D : 27 × 14 µm).

Type phyllocladoïde : quelques oopores elliptiques obliques (D : 12 × 6 µm), (D : 11 × 7 µm).

Type circopore : (Pl. 9, *7*), (D : 10 × 9 µm), (D : 9 × 8 µm).

Type oopore légèrement aréolé : (Pl. 9, *8*), assez bien représenté au niveau des premiers éléments du bois initial de grand calibre par 1 ponctuation de champ elliptique, allongée horizontalement (D : 17 × 12 µm, l : 17 × 11 µm), ou par 1, 2 ou 3 oopores plus petits, elliptiques obliques (D : 12 × 6 µm, l : 12 × 14 µm), très rares oopores obliques à terminaisons effilées suivant le grand axe de l'aréole (type phyllocladoïde).

Types précédemment cités pouvant coexister dans un même rayon (Pl. 9, *12*).

Ponctuations quelquefois groupées par 2 ou exceptionnellement 3 suivant une ligne horizontale (premiers éléments du bois initial de grand calibre et cellules marginales) présentant les types podocarpoïde, « taxodioïde », cupressoïde et oopore de dimensions inférieures à celles des ponctuations isolées.

Ponctuations du bois final généralement podocarpoïdes évoquant souvent à tort le type picéoïde (rarement représenté).

b) *Ponctuations de champs (éléments parenchymateux vertical et parenchymateux horizontal).*

Champs de croisement plus ou moins quadrangulaires garnis le plus souvent d'une ponctuation simple, elliptique, allongée horizontalement (D : 15 × 7 µm), ou scalariforme (D : 20 × 8 µm). Quelquefois 2 ponctuations par champ, scalariformes ou elliptiques et plus rarement groupes de petites ponctuations simples ou scalariformes contiguës (cribles).

Podocarpus madagascariensis var. **rotunda** Laurent

Échantillon étudié : Madagascar : *Capuron 1765 SF*, P.

Bois de couleur jaunâtre. Distinction entre cœur et aubier peu marquée. Bois homoxylé, pycnoxylique, dépourvu de canaux sécréteurs normaux ou traumatiques.

Zones d'accroissement

Distinctes, visibles à l'œil nu. Bois final assez peu développé. Passage progressif du bois initial au bois final.

Fibres-trachéides

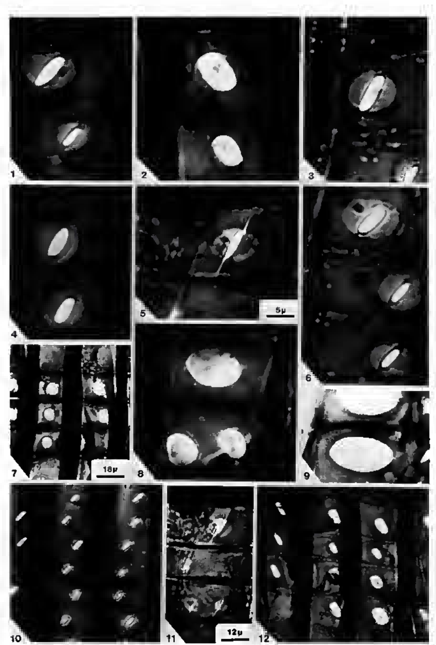
Fibres-trachéides à terminaison effilée, arrondie ou horizontale (souvent ponctuée).

Bois initial : sections transversales généralement polygonales à contours arrondis, souvent allongées radialement. Rares méats. Épaisseur de la paroi de l'ordre de 4 µm.

Bois final : sections transversales rectangulaires, quadrangulaires, rarement polygonales.

Ponctuations radiales : unisériées, rarement bisériées (rameau). Différents types observés :

— araucarien : ponctuations unisériées plus ou moins écrasées (D : 16 × 10 µm), contiguës ou légèrement espacées, souvent réparties en chapelets de 2 à 6 éléments plus ou moins discontinus;



Pl. 9. — Sections radiales — ponctuations de champs de croisement (safranine) : **P. madagascariensis** var. **procera** De Laubenfels : **1, 3, 6,** ponctuations podocarpoïdes typiques à lumen elliptique oblique et ponctuations voisines de celui-ci à lumen n'atteignant pas tout à fait les limites de l'aréole; **2,** type « taxodioïde » à large lumen oblique; **4,** type cupressoïde à lumen oblique compris dans les limites de l'aréole; **5,** type podocarpoïde a lumen étroit, évoquant à tort le type picéoïde; **7,** type circopore; **8,** oopore légèrement aréolé et type dacrydioïde; **9,** oopore (bois initial) et type podocarpoïde (bois final); **10,** ponctuations podocarpoïdes typiques; **11,** ponctuations podocarpoïdes à lumen en fente évoquant à tort le type picéoïde; **12,** ponctuations podocarpoïdes et taxodioïde à large ouverture. — (1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9 à la même échelle; 7, 10, 12 à la même échelle).

— abiétinéen : ponctuations unisériées espacées circulaires prédominantes (D : 15 × 15 μm); ponctuations unisériées circulaires contiguës également bien représentées, disposées en chapelets. Rares ponctuations bisériées opposées sur 1 à 2 éléments.

Parois radiales des fibres-trachéides souvent dépourvues de ponctuations par endroits (plages non ponctuées fréquentes dans le bois final). Ponctuations réparties de manière quelconque sur les parois, souvent décalées les unes par rapport aux autres. Plusieurs types de ponctuations pouvant coexister sur une même paroi. Lumens des ponctuations circulaires, elliptiques, rarement croisés. Crassules et trabécules non observées. Éléments spiralés et septes absents.

Ponctuations tangentielles : rares, unisériées, abiétinéennes.

Rayons ligneux

Homogènes, dépourvus de canaux sécréteurs, étroits. Unisériés. Hauteur de 1 à 7 cellules (rameau).

Cellules couchées : hauteur de l'ordre de 15 à 20 μm. Cellules marginales et isolées beaucoup plus hautes (rameau). Section tangentielle elliptique à contours arrondis. Parois horizontales lisses et très minces de 2 μm d'épaisseur. Parois tangentielles subverticales lisses et très minces de 2 μm d'épaisseur. Indentures absentes.

Parenchyme ligneux vertical

Présent, représenté par des cellules dispersées, quelquefois alignées en courtes files tangentielles rarement en groupes. Cellules généralement allongées tangentiellement. Cellules limitées par parenchyme représenté par des cellules alignées verticalement de 200 à 270 μm de hauteur (valeurs les plus fréquentes).

Cellules limitées par des parois terminales le plus souvent horizontales ou légèrement obliques lisses et minces (1-2 μm d'épaisseur), plus rarement par des parois obliques noduleuses. Parois verticales ponctuées : ponctuations plus nombreuses sur les parois radiales, simples plus ou moins circulaires ou elliptiques, très espacées, rares oculipores podocarpoïdes ou cupressoïdes.

Ponctuations de champs

a) *Ponctuations de champs (éléments conducteur vertical et parenchymateux horizontal).*

Champs plus ou moins rectangulaires ou quadrangulaires généralement garnis de 1, 2 plus rarement 3, 4 (rameau) ponctuations ou quelque-

fois dépourvus d'ornementation. Différents types de ponctuations observées:

Ponctuations semi-aréolées ou oculipores

Une ponctuation par champ podocarpoïde, type bien représenté (D : 8 × 8 µm, l : 8 × 2 µm), « taxodioïde » moins fréquent. 1, 2 exceptionnellement 3, 4 ponctuations dacrydioïdes nombreuses (D : 9 × 8 µm, l : 9 × 7 µm), oopores légèrement aréolés, également bien représentés plus ou moins circulaires (D : 9 × 8 µm, l : 8 × 7 µm) en position étagée (cellules marginales des rayons ligneux dans les rameaux). Quelques oopores légèrement aréolés, elliptiques obliques ou allongés horizontalement dans les premiers éléments du bois initial (D : 10 × 8 µm, l : 10 × 7 µm).

Ponctuations simples

Généralement 1 oopore par champ allongé horizontalement (D : 10 × 8 µm) dans les premiers éléments du bois initial. Type circopore bien représenté par 1, 2 rarement 3, 4 ponctuations disposées suivant 1 ligne horizontale ou en position étagée (rameau).

Nombreuses formes de transition entre ces types. Ponctuations podocarpoïdes ou « picéoïdes » dans le bois final.

b) *Ponctuations de champs (éléments parenchymateux vertical et parenchymateux horizontal).*

Généralement nombreuses petites ponctuations simples plus ou moins circulaires ou scalariformes contiguës (cribles), plus rarement 1 ponctuation elliptique ou scalariforme par champ.

Podocarpus rostrata Laurent

Échantillons étudiés : Madagascar : *Capuron 959 SF; Capuron 27063 SF; Humbert 25020*, P.

Bois de couleur jaunâtre. Distinction entre cœur et aubier peu marquée. Bois homoxylé, pycnoxylique, dépourvu de canaux sécréteurs normaux ou traumatiques.

Zones d'accroissement

Distinctes, visibles à l'œil nu. Bois final assez peu développé. Passage progressif du bois initial au bois final.

Fibres-trachéides

Fibres-trachéides à terminaison effilée, arrondie ou horizontale (souvent ponctuée).

Bois initial: sections transversales généralement polygonales à con-

tours arrondis, souvent allongées radialement. Rares méats. Épaisseur de la paroi de l'ordre de 4 μm.

Bois final: sections transversales rectangulaires, quadrangulaires, rarement polygonales.

Ponctuations radiales : unisériées, rarement bisériées (rameau). Différents types observés :

— araucarien : ponctuations unisériées plus ou moins écrasées (D : 12 × 10 μm), contiguës ou légèrement espacées, souvent réparties en courtes chaînettes de 2 à 6 éléments, rarement plus;

— abiétinéen : (Pl. 8, *1*, *3*), ponctuations unisériées circulaires espacées prédominantes (D : 12 × 12 μm), circulaires contiguës également bien représentées, souvent disposées en chapelets de 2 à 6 éléments. Rares ponctuations localement bisériées sur 1 à 2 éléments (rameau).

Parois radiales des fibres-trachéides souvent dépourvues de ponctuations (plages non ponctuées fréquentes surtout dans le bois final). Ponctuations souvent réparties de manière quelconque sur les parois, décalées les unes par rapport aux autres. Plusieurs types peuvent coexister sur une même paroi (passage rapide d'un type à l'autre). Lumens des ponctuations circulaires (3 μm), rarement elliptiques ou croisés. Crassules non observées. Trabécules présentes par endroits. Éléments spiralés et septes absents.

Ponctuations tangentielles : fréquentes, généralement abiétinéennes, unisériées circulaires espacées (D : 10 × 10 μm), quelques ponctuations disposées en groupes (Pl. 3, *5*).

Rayons ligneux

Homogènes, dépourvus de canaux sécréteurs, moins étroits que dans les autres espèces décrites dans ce travail. Unisériés prédominants, rarement localement bisériés sur 1 à 2 cellules (rameau). Hauteur de 1 à 21 cellules (valeurs les plus fréquentes de 1 à 9). Rayons assez hauts pour des structures de rameaux (Pl. 3, *5*, *6*, *7*).

Cellules couchées : hauteur des cellules de l'ordre de 15 à 20 μm. Cellules marginales : 22 à 24 μm, cellules isolées : 22 à 26 μm. Largeur généralement de 10 à 12 μm, atteignant souvent 14 μm. Sections tangentielles elliptiques à contours très arrondis. Parois horizontales lisses et minces de 2 μm d'épaisseur. Parois tangentielles lisses et minces, subverticales, de 2 μm d'épaisseur (Pl. 8, *1*, *3*). Indentures absentes.

Parenchyme ligneux vertical

Abondant, représenté par des cellules dispersées, quelquefois alignées en courtes files tangentielles, rarement en groupes. Cellules généralement allongées tangentiellement. Parenchyme constitué de cellules alignées

verticalement; longueur comprise entre 120 et 240 μm (valeurs les plus fréquentes de 140 à 220 μm).

Cellules limitées par des parois transversales généralement horizontales (Pl) ou légèrement obliques, lisses et minces de 2 μm d'épaisseur (Pl. 3, *6*, *7*). Quelques parois obliques avec des nodules peu marqués. Parois verticales très ponctuées; ponctuations simples (Ps) circulaires espacées (D : 8 × 8 μm) ou plus ou moins elliptiques allongées horizontalement (D : 9 × 5 μm), (D : 9 × 8 μm), plus rarement scalariformes ou disposées en cribles (Pl. 3, *7* et Pl. 8, *1*). Oculipores podocarpoïdes (D : 8 × 7 μm, l : 8 × 2 μm), prédominants, (diamètre supérieur par rapport aux autres espèces décrites jusqu'à présent), quelques oculipores cupressoïdes.

PONCTUATIONS DE CHAMPS

a) *Ponctuations de champs (éléments conducteur vertical et parenchymateux horizontal).*

Champs généralement rectangulaires, souvent dressés (rameau), garnis de 1, 2 rarement 3, 4 (rameau) ponctuations ou quelquefois dépourvus d'ornementation. Différents types de ponctuations observées :

Ponctuations semi-aréolées ou oculipores

Type podocarpoïde (Pl. 8, *2*), fréquent; 1 ponctuation occupant souvent plus de la moitié de la hauteur du champ de croisement, à lumen oblique (D : 9 × 9 μm, l : 9 × 2 μm), (D : 8 × 8 μm, l : 8 × 2 μm). Formes à lumen plus large passant progressivement au type taxodioïde. Quelques ponctuations évoquant le type picéoïde.

Type « taxodioïde » : assez bien représenté; 1 ponctuation à lumen large, de dimensions généralement supérieures aux précédentes (D : 11 × 10 μm, l : 11 × 7 μm), (D : 10 × 9 μm, l : 10 × 4 μm), (D : 9 × 8 μm, l : 9 × 5 μm).

Type dacrydioïde : (Pl. 8, *1*, *3*, *11*), bien représenté; 1 ponctuation ou 2 étagées (cellules marginales des rayons ligneux dans les rameaux), (D : 9 × 9 μm, l : 9 × 8 μm).

Ponctuations simples

Type oopore : (Pl. 8, *1*, *11*), bien représenté; généralement 1 oopore par champ allongé horizontalement (D : 10 × 7 μm), quelquefois allongé verticalement dans les premiers éléments de grand calibre du bois initial. Très souvent, 2 oopores étagés (rameau).

Type circopore : (Pl. 8, *11*), assez fréquent; 1 ponctuation par champ (D : 9 × 8 μm), (D : 6 × 6 μm), quelquefois 2, 3 circopores en position étagée (rameau), rarement 4.

Type oopore légèrement aréolé : (Pl. 8, *1, 11*), assez fréquent; 1 ponctuation allongée horizontalement dans les premiers éléments de grand calibre du bois initial (D : 10 × 8 µm, 1 : 10 × 7 µm), quelquefois elliptique oblique, 2 ponctuations souvent en position étagée (rameau).

Nombreuses formes de transition entre tous ces types. Ponctuations picéoïdes, podocarpoïdes, dacrydioïdes et circopores dans le bois final. Type cupressoïde non représenté (bois initial et final).

b) *Ponctuations de champs (éléments parenchymateux vertical et parenchymateux horizontal*).

Nombreuses petites ponctuations simples (Ps) circulaires ou scalariformes contiguës évoquant des cribles (Pl. 8, *2, 3*), plus rarement 1 à 2 ponctuations simples, scalariformes ou elliptiques allongées horizontalement.

Podocarpus woltzii Gaussen

ÉCHANTILLON ETUDIÉ : Madagascar : *Capuron 27065 SF*, P.

Bois de couleur jaunâtre. Distinction entre cœur et aubier peu marquée. Bois homoxylé, pycnoxylique, dépourvu de canaux sécréteurs normaux ou traumatiques.

ZONES D'ACCROISSEMENT

Distinctes, visibles à l'œil nu. Bois final assez peu développé. Passage progressif du bois initial au bois final.

FIBRES-TRACHÉIDES

Fibres-trachéides à terminaison effilée, arrondie ou horizontale (souvent ponctuée).

Bois initial : sections transversales généralement polygonales à contours arrondis, souvent allongées radialement. Rares méats. Épaisseur de la paroi de l'ordre de 4 µm.

Bois final : sections transversales rectangulaires, quadrangulaires, rarement polygonales.

Ponctuations radiales : unisériées, rarement localement bisériées (rameau). Différents types observés :

— araucarien : ponctuations unisériées plus ou moins écrasées (D : 12 × 10 µm), contiguës ou légèrement espacées, souvent réparties en courtes chaînettes;

— abiétinéen : ponctuations unisériées circulaires espacées prédominantes (D : 11 × 11 µm), circulaires contiguës souvent disposées en chapelets. Rares ponctuations localement bisériées.

Parois radiales des fibres-trachéides souvent dépourvues de ponctuations. Ces dernières réparties fréquemment de manière quelconque, décalées les unes par rapport aux autres. Lumens des ponctuations généralement circulaires (3 µm). Crassules et trabécules non observées. Éléments spiralés et septes absents.

Ponctuations tangentielles non observées.

Rayons ligneux

Homogènes, dépourvus de canaux sécréteurs, étroits. Unisériés prédominants (rameau). Hauteur de 1 à 5 cellules (rameau).

Cellules couchées : hauteur de l'ordre de 15-16 µm. Sections tangentielles elliptiques à contours arrondis. Parois horizontales lisses et minces ainsi que les parois tangentielles subverticales (2 µm d'épaisseur). Indentures absentes.

Parenchyme ligneux vertical

Abondant, représenté par des cellules dispersées ou alignées en courtes files tangentielles, rarement en groupes. Cellules généralement allongées tangentiellement (sections transversales). Parenchyme ligneux constitué de cellules alignées verticalement de 190 à 220 µm de hauteur (valeurs les plus fréquentes).

Cellules limitées par des parois transversales horizontales ou obliques, lisses et minces, de 2 µm d'épaisseur. Parois verticales très ponctuées; ponctuations simples plus ou moins circulaires espacées (D : 9 × 8 µm), quelquefois scalariformes ou disposées en cribles; oculipores podocarpoïdes également représentés.

Ponctuations de champs

a) *Ponctuations de champs (éléments conducteur vertical et parenchymateux horizontal).*

Champs généralement rectangulaires, souvent dressés (rameau) garnis de 1, 2, plus rarement 3 ponctuations, quelquefois dépourvus d'ornementation. Différents types observés :

Ponctuations semi-aréolées ou oculipores

Type podocarpoïde bien représenté, le plus souvent 1 ponctuation occupant la moitié de la hauteur du champ (D : 8 × 8 µm, l : 8 × 2 µm). Type « taxodioïde » moins fréquent. Type dacrydioïde représenté par 1, 2, rarement 3 ponctuations en position étagée (rameau). Oopores légère-

ment aréolés, fréquents, plus ou moins allongés horizontalement dans les premiers éléments du bois initial. Quelques oopores elliptiques obliques.

Ponctuations simples

Généralement 1 oopore par champ, allongé horizontalement (D : 10 × 8 μm), dans les premiers éléments de grand calibre du bois initial. Quelques oopores allongés verticalement. Type circopore également représenté.

Nombreuses formes de transition entre tous ces types. Ponctuations « picéoïdes » ou podocarpoïdes dans le bois final.

b) *Ponctuations de champs (éléments parenchymateux vertical et horizontal).*

Généralement nombreuses petites ponctuations simples, circulaires, plus ou moins scalariformes contiguës (cribles) ou quelquefois 1 ponctuation simple scalariforme, elliptique allongée horizontalement.

CONCLUSION

Un essai de synthèse concernant l'anatomie comparée du bois secondaire, des structures juvéniles (cortex, cylindre central, parenchyme médullaire) des *Podocarpus* malgaches est envisagé dans le prochain article.

Les *Podocarpus* malgaches étudiés montrent la structure classique des Podocarpacées et plus particulièrement celle de la section *Podocarpus.* Il nous a semblé utile de regrouper leurs caractères anatomiques signalés souvent et à plusieurs reprises dans la littérature par PHILIPPS (1948), KAIESER (1954), BOUREAU (1956), GREGUSS (1955, 1972), PATEL (1967, n° 2), GAUSSEN (1974)...

— Canaux sécréteurs toujours absents.

— Zones d'accroissement plus ou moins nettes. Passage progressif du bois initial au bois final.

— Ponctuations radiales généralement unisériées abiétinéennes (circulaires, espacées), quelquefois araucariennes (écrasées, contiguës) souvent bisériées opposées. Ponctuations tangentiellement fréquentes surtout au niveau du bois final.

— Éléments spiralés absents.

— Rayons ligneux homogènes, bas ou de hauteur moyenne, quelquefois plus hauts. Cellules des rayons ligneux à parois horizontales lisses et minces; hauteur comprise entre 21-24 μm (KAIESER, 1954). Indentures parfois présentes.

— Parenchyme ligneux vertical abondant; cellules à parois terminales horizontales lisses et minces.

— Quelques champs de croisement non ponctués.

— Ponctuations de champs au niveau du bois initial :

1, (2) ponctuations taxodioïdes, cupressoïdes, quelquefois picéoïdes de 6-15 μm, 6-12 μm, 9-12 μm de diamètre (KAIESER, 1954).

1, 2, 3, (4) ponctuations podocarpoïdes, taxodioïdes, quelquefois cupressoïdes, dacrydioïdes, circoporoïdes, 1 ponctuation simple ronde, quadrangulaire ou elliptique (GREGUSS, 1955, 1972).

1, 2, (3), (4) ponctuations taxodioïdes, cupressoïdes (comprenant le type podocarpoïde), quelquefois picéoïdes, 1 ponctuation simple (PATEL, 1967, nº 2).

Ponctuations podocarpoïdes atteignant le stade oopore (BOUREAU, 1956).

Nous pouvons compléter cette liste par d'autres caractères observés dans les espèces étudiées, mentionnés quelquefois par les auteurs et qui, d'après les figurations données dans la littérature semblent fréquents voire même constants. Certains d'entre eux ne se retrouvent pas exclusivement dans le genre *Podocarpus* mais également dans certaines espèces de *Phyllocladus* et *Dacrydium*. Nous précisons les données concernant les ponctuations de champ.

— Ponctuations radiales réparties de manière quelconque, souvent décalées les unes par rapport aux autres et pouvant passer progressivement à des ponctuations bisériées alternes (*P. milanjianus*, *P. henckelii*, *P. longifoliatus*... *Dacrydium franklinii*, *Phyllocladus rhomboidalis*, GREGUSS, 1955.

— Ponctuations radiales fréquemment disposées en chapelets ou en courtes chaînettes d'éléments contiguës ou espacés (*P. henckelii*, *P. milanjianus*... GREGUSS, 1955; *P. polystachus*... *Dacrydium bidwillii*, GREGUSS, 1972).

— Ponctuations radiales réparties quelquefois en groupes de 2, 3, 4 éléments (*P. papuanus*, *P. parlatorei*... *Dacrydium kirkii*, GREGUSS, 1972).

— Ponctuations radiales unisériées circulaires et bisériées opposées souvent séparées par des crassules quelquefois difficiles à observer (*P. usambarensis*... GREGUSS, 1955).

— Rayons ligneux généralement unisériés ou localement bisériés, nombreux et étroits (*P. dacrydioides*, *P. ferrugineus*... PATEL, 1967).

— Parenchyme ligneux vertical abondant, constitué de cellules isolées, disposées en courtes files tangentielles ou chaînettes (*P. costalis*, *P. macrophyllus*, *P. pilgeri*... GREGUSS, 1972).

— Parois verticales des cellules de parenchyme ligneux très nettement ponctuées : ponctuations simples espacées (contact entre deux éléments parenchymateux), nombreuses au niveau des parois radiales (*P. distichus*, *P. pilgeri*, *P. sylvestris*... GREGUSS, 1972); oculipores généralement

podocarpoïdes (contact entre un élément parenchymateux et une fibre-trachéide), de petite taille (*P. elongatus*... GREGUSS, 1955). Ce caractère se retrouve dans d'autres familles et en particulier chez les Taxodiacées.

— Parois terminales des cellules de parenchyme ligneux généralement horizontales ou légèrement obliques lisses et minces. Quelques terminaisons obliques présentant des nodules plus ou moins marqués. D'aprés GREGUSS « These feature also deviate significantly from the general xylotomy of the *Podocarpus* ». Ce caractère semble toutefois assez net dans de nombreuses espèces et a été mis également en évidence par PATEL (*P. nagi*, *P. nubigenus*, *P. parlatorei*... GREGUSS, 1972; *P. acutifolius*, *Dacrydium cupressinum*, PATEL, 1967, n° 2).

— Ponctuations de champs (contact entre éléments conducteur vertical et parenchymateux horizontal).

1, 2 (3-4) oculipores par champ de croisement :

Type podocarpoïde : le mieux représenté (*P. elongatus*, *P. gracilior*, *P. milanjianus*... GREGUSS, 1955; *P. decipiens*, *P. distichus*... GREGUSS, 1972; *Phyllocladus trichomanoides* GREGUSS, 1955).

Type « taxodioïde » : bien représenté (*P. palustris*, GREGUSS, 1972; *P. ferrugineus*, *P. totara*... PATEL, 1967).

Type dacrydioïde : assez répandu (*P. macrostachyus*, *P. milanjianus*... GREGUSS, 1955; *P. comptonii*..., *Dacrydium kirkii*, GREGUSS, 1972).

Type cupressoïde : assez fréquent (*P. guatemalensis*, *P. parlatorei*, *P. urbanii*... GREGUSS, 1972).

Type picéoïde : rare (*Prumnopitys elegans*, GREGUSS, 1955; *P. dacrydioides*, PATEL, 1967).

1, 2 (3-4) ponctuations simples par champ de croisement :

Type phyllocladoïde : représenté (*P. blumei*... KAIESER, 1954, GREGUSS, 1955; *P. spicatus*, PATEL, 1967; *Phyllocladus major*... GREGUSS, 1972).

Type circopore : représenté (*P. ustus*... GREGUSS, 1972; *P. hallii*, PATEL, 1967).

Type oopore légèrement aréolé : représenté (*P. elatus*, *P. wallichianus*, *Phyllocladus hypophyllos*, GREGUSS, 1955).

Plusieurs de ces types peuvent coexister dans un même rayon ligneux. Nous pouvons distinguer de nombreuses formes de transition entre ces types. Cette séparation peut paraître conventionnelle; cependant, il semble utile d'indiquer dans un plan ligneux, outre le type de ponctuation de champs, leur fréquence et leur disposition. Ces données constituent des critères taxonomiques complémentaires.

— Ponctuations de champs (contact entre éléments parenchymateux vertical et horizontal).

1 (2) ponctuations simples, ovales, elliptiques allongées horizontalement, scalariformes; bien représentées (*P. schlechteri*... GREGUSS, 1972).

Cribles (sieve-like pits) : bien représentés (*P. dacrydioides*, *P. ferrugineus*, *P. totara*, *Dacrydium cupressinum*, PATEL, 1967).

Tous les types cités ci-dessus se rencontrent dans les plans ligneux de *Podocarpus*, éventuellement *Phyllocladus* et *Dacrydium* avec une plus ou moins grande fréquence.

En conclusion, nous pouvons faire quelques remarques sur les difficultés dans le choix des critères taxonomiques de la famille des Podocarpacées. Comme nous venons de le voir, de nombreux caractères anatomiques sont l'objet de grandes variations. C'est le cas des ponctuations radiales et en particulier des ponctuations de champs de croisement. PHILIPPS (1948) précise au sujet des Podocarpacées : « They show considerable anatomical diversity even within individual genera ». Une espèce donnée est caractérisée par un type moyen plus fréquemment représenté. Il existe cependant entre les catégories définies de ponctuations de champs de nombreuses transitions et il est toujours intéressant de les signaler et de tenir compte des types les moins répandus dans une espèce déterminée.

GAUSSEN (1974) signale à propos de cette famille : « Il faut songer que, au moins pour le genre *Podocarpus* qui a plus de 100 espèces, les auteurs en ont étudié un nombre très insuffisant pour donner de l'anatomie du bois un caractère général séparant les sections ». Le travail de GREGUSS (1972, 1975) porte sur un grand nombre d'espèces. Mais, ayant rencontré les mêmes difficultés matérielles que nous, un certain nombre de descriptions sont basées sur des structures de rameau, non stabilisées dans lesquelles certains caractères anatomiques et données biométriques ne sont pas significatives. Or, nous savons que l'âge influe sur l'anatomie (GIRAUD, 1976) ainsi que les conditions écologiques; c'est peut-être le cas pour *Podocarpus madagascariensis* var. *procera* De Laubenfels dont l'écologie est si particulière.

Comme nous l'avons déjà précisé, nous rencontrons d'autres difficultés qui ne sont pas propres à la famille des Podocarpacées mais qui concernent la terminologie et l'interprétation de certains critères taxonomiques des bois homoxylés.

Pour conclure, les remarques judicieuses de GAUSSEN (1974) résument les problèmes rencontrés au cours d'une telle étude : « Ou bien le type de ponctuations est variable dans les espèces, ou bien les différences qui font classer une ponctuation dans un type ou dans un autre ne sont pas toujours interprétées de la même façon par les auteurs. Il est possible aussi que ces 2 hypothèses aient chacune une part de vérité si la structure change avec l'âge et que les échantillons d'étude ne soient pas comparables si certains sont mal déterminés, ce qui peut arriver dans ce genre parfois mal connu. Chacune de ces raisons a peut-être sa part pour expliquer les divergences d'interprétation des divers auteurs ».

Bibliographie

Boureau, E., 1956. — *Anatomie végétale: l'appareil végétatif des Phanérogames*, 2, 524 p., Presses universitaires de France, Paris.

De Laubenfels, D. J., 1972. — *Flore de Madagascar et des Comores*, Gymnospermes : Podocarpacées, 21 p., Muséum, Paris.

Duperon-Laudoueneix, M., 1970. — *Structure et formation de la paroi cellulaire dans le xylème secondaire*. Rapport de stage de D.E.A. (inédit), 40 p., Laboratoire de Paléobotanique, Université de Paris VI.

Gaussen, H., 1973. — Les Gymnospermes actuelles et fossiles, 12, les Coniférales IX : les Podocarpines, 110 p., les Coniférales X : les Podocarpines, 39 p., *Trav. Lab. for. Toulouse*, C.N.R.S.

Gaussen, H., 1974. — Les Gymnospermes actuelles et fossiles, 13, Les Coniférales XI : les Podocarpines sauf les Podocarpus, 34 p., les Coniférales XII : les Podocarpines sauf les Podocarpus, 174 p., *Trav. Lab. for. Toulouse*, C.N.R.S.

Gaussen, H., 1974. — Un nouveau Podocarpus de Madagascar : P. woltzii, *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 110 : 121-123.

Gaussen, H., & Woltz, P., 1975. — Anatomie foliaire de quelques Podocarpus de haute montagne, *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 111 : 319-321.

Giraud, B., 1976. — *Sur le déterminisme des dimensions cellulaires dans le bois d'Entandrophragma utile (Méliacées)*, 150 p., 7 *tab*., Thèse de 3e cycle (inédit), Paris.

Gray, N.E., 1953 a. — A taxonomic revision of Podocarpus, 7, The African species of Podocarpus : Section Afrocarpus, *J. Arnold Arboretum* 34 : 67-76.

Gray, N. E., 1953 b. — A taxonomic revision of Podocarpus, 8, The African species of Section Eupodocarpus, Subsections A and E, *J. Arnold Arboretum* 34 : 163-175.

Greguss, P., 1955. — *Identification of living Gymnosperms on the bosis of xylotomy*, 263 p., 8 *tab*., Akademiai Kiado, Budapest.

Greguss, P., 1972. — *Xylotomy of the living Conifers*, 329 p., Akademiai Kiado, Budapest.

Humbert, H,. 1955. — Une merveille de la nature à Madagascar (Massif du Marojejy et de ses satellites), *Mém. Inst. Scient. Madagascar*. ser. B, 4, 270 p.

Kaeiser, M., 1954. — Microstructure of wood of Podocarpus, *Phytomorphology* 4 : 39-47, 2 *tab*.

Laurent, M. L., 1914. — Les Podocarpus de Madagascar, *Ann. Fac. Sci. Marseille* 23 (2) : 52-66.

Lecomte, H., 1922. — *Les bois de la forêt d'Analamazoatra*, 189 p., Ed. Augustin Challamel, Paris.

Marguerier, J. & Giraud, B., 1971. — Application des techniques de coloration des bois actuels aux plans ligneux fossiles, *C.R. 96e Congr. Nat. Soc. Savantes*, Toulouse 6 : 263-265.

Normand, D., 1972. — *Manuel d'identification des bois commerciaux* 1, 171 p., Centre technique forestier tropical, Paris.

Patton, R.T., 1927. — Anatomy of Australian Coniferous Timbers, *Proc. Roy. Soc. Victoria* 40 (1) *ser. nov.*, 16 p.

Patel, R. N., 1967. — Wood anatomy of Podocarpaceæ indigenous to New Zealand, 1 Dacrydium, *N. Z. Jl. Bot.* : 171-184, 3 *tab*.

Patel, R. N., 1967. — Wood anatomy of Podocarpaceæ indigenous to New Zealand, 2 Podocarpus, *N. Z. Jl. Bot.* : 307-321, 3 *tab*.

Phillips, E. W. J., 1948. — Identification of softwoods by their microscopic structure, *Forest Prod. Res. Bull.* 22, 56 p., 3 *tab*.

Woltz, P., 1969. — Une nouvelle espèce de Podocarpus de Madagascar : P. gaussenii, *Trav. Lab. for. Toulouse* 1 (3), 8 p.

Woltz, P., 1971. — Les Podocarpus malgaches, *Bull. Madag* : 305-306 : 669-878, 1 *tab*.

Woltz, P., 1973. — Systématique et anatomie comparée des feuilles de Podocarpus malgaches, *Trav. Lab. for. Toulouse* 1 (9), 14 p., 1 *tab*.